

SCIENTIÆ studia, São Paulo, v. 6, n. 2, p. 179-200, 2008



Os dinossauros de Hennig: sobre a importância do monofiletismo para a sistemática biológica

Charles MORPHY DIAS DOS SANTOS



RESUMO

A sistemática biológica é o ramo das ciências naturais que lida com a nomenclatura, descrição e organização da diversidade biológica em esquemas hierárquicos. Ela vem sendo desenvolvida desde os primeiros esforços humanos em direção à sumarização da informação biológica com vistas ao agrupamento dos organismos em classes, e à identificação, entre elas, de quais seriam entidades naturais. De Aristóteles a Hennig, muitas maneiras de sistematizar o conhecimento biológico foram propostas, com a intenção de delimitar e representar as afinidades naturais entre os organismos. Mesmo depois da teoria de Darwin-Wallace, a sistemática biológica apresentou poucas mudanças nos seus fundamentos, até os trabalhos do entomólogo alemão Willi Hennig. Ele introduziu um método que era tão objetivo e explícito quanto a fenética e profundamente conectado à perspectiva evolutiva darwiniana. A filogenética hennigiana visa à criação de um sistema classificatório de referências que reflita a evolução. Nesse sentido, Hennig propôs que apenas grupos monofiléticos são naturais, uma vez que eles seriam os únicos que realmente respeitam o conceito evolutivo da ancestralidade comum. Um grupo monofilético é definido como a reunião de todos os descendentes de um ancestral comum, este incluso. Baseado no reconhecimento dos grupos monofiléticos (naturais), a sistemática filogenética é uma poderosa ferramenta para reconstruir a evolução dos organismos a partir de critérios científicos e objetivos, auxiliando na solução do problema de sistematizar a informação biológica que tem preocupado o homem desde a aurora da linguagem.

PALAVRAS-CHAVE • Cladística. Cladograma. Darwin. Evolução. Filogenia. Grupo natural. Hennig. Monofiletismo. Sistemática.

INTRODUÇÃO

Imagine um almoço em família, pai, mãe e irmãos sentados à mesa à espera do prato principal: um suculento assado de dinossauro, recheado com azeitonas e acompanhado de batatas douradas e arroz. Essa cena seria perfeitamente cabível em um filme, um desenho animado como os *Flinstones*, ou na literatura (por exemplo, “O mundo perdido”, de sir Arthur Conan Doyle). Faz parte do senso comum o reconhecimento de que os dinossauros já estavam extintos muito antes do aparecimento do primeiro

primata – não há registros fósseis desses “lagartos terríveis” desde o final do Cretáceo, último período geológico do Mesozóico, findado há aproximadamente 65 milhões de anos. Não havia mamíferos de grande porte nessa época e os poucos encontrados assemelham-se a diminutos camundongos. A cena, entretanto, é real e corriqueira, especialmente considerando as reuniões familiares de domingo.

A solução do aparente paradoxo temporal proposto acima começa com a delimitação do grupo biológico considerado, que se apóia nos fundamentos da teoria da evolução de Charles Darwin (1858, 1859) e Alfred Russel Wallace (2003 [1858]) e na sistemática filogenética de Willi Hennig (1950, 1965, 1966). O grupo *Dinosauria* é composto pelo ancestral comum mais recente dos grandes “répteis terríveis”, juntamente com todos os seus descendentes. Entre os descendentes dessa linhagem, que inclui animais como o *Tyrannosaurus*, o *Velociraptor*, o *Stegosaurus*, o *Galimimus* e o *Microraptor*, estão também o *Archaeopteryx* e todas as demais aves, das extintas às recentes (cf. Dingus & Rowe, 1998; Brochu, 2001). Estudos de biologia comparada mostram que as aves correspondem a um grupo derivado de um outro grupo de répteis terópodes, aqueles pequenos dinossauros bípedes e leves, cujas reconstituições em filmes, tais como “Parque dos dinossauros”, remetem a emas ou avestruzes locomovendo-se com rapidez. Assim, pombos, galinhas, maritacas, papagaios e ararinhas-azuis, mais do que descendentes de dinossauros, são eles próprios componentes do grupo – aves nada mais são do que dinossauros que sobreviveram à extinção do Cretáceo-Terciário, marcadora do final do Mesozóico (cf. Benton, 1995). Seguindo esse raciocínio, portanto, não se pode considerar os *Dinosauria* como um grupo extinto de animais. Algumas das suas espécies foram realmente engolidas pelo tempo e não podem mais ser encontradas. Outras, no entanto, compartilham ancestrais com grupos que permanecem na biota atual.

A definição de dinossauros como um grupo contendo o ancestral comum mais recente e todos os descendentes desse ancestral contraria aparentemente séculos de estudos paleontológicos. Por que a controvérsia quanto a se considerar as aves como um grupo à parte, independente, sem qualquer tipo de relação íntima de parentesco com os grandes répteis do passado? A resposta demanda um entendimento sobre a teoria da evolução, a classificação dos organismos e a sua organização em classes, reconhecíveis no mundo natural. Longe de um exercício indesejável de *whiggismo* – ponto de vista historiográfico que julga a importância de eventos passados à luz de padrões e preocupações atuais (Henry, 1997) – o objetivo deste ensaio é sintetizar a história da sistemática biológica, tratando-a como a atividade humana de reconhecer as afinidades naturais entre os organismos e mostrar a significativa contribuição do entomólogo alemão Willi Hennig nessa busca. Foi a partir da obra magna de Hennig, *Phylogenetic systematics* (*Sistemática filogenética*), que completou 40 anos em 2006, que se estabe-

leceu um método objetivo para o reconhecimento de grupos naturais como entidades históricas, isto é, classes de organismos que correspondem a linhagens evolutivas contínuas tanto espacial quanto temporalmente e não apenas ajuntamentos de espécies segundo este ou aquele critério de similaridade. Hennig reconheceu a importância das classificações como representações das afinidades genealógicas entre os organismos, criando um método – a sistemática filogenética ou cladística – baseado no paradigma fundamental do evolucionismo: a descendência com modificação a partir de um ancestral comum, para a compreensão do arcabouço histórico subjacente ao mundo natural.

1 DE PLATÃO À TEORIA EVOLUTIVA

Organizar e classificar são atividades comuns na vida humana, presentes desde a disposição de livros em uma estante de biblioteca até a delimitação de correntes de pensamento e seus seguidores, passando pela tabela periódica dos elementos químicos e pelas listas de classificação dos campeonatos de futebol. Na biologia, a ciência da classificação é chamada “sistemática”. Ela reúne o estudo da diversidade orgânica e dos aspectos históricos da evolução, com base em métodos e práticas de descrição, nomenclatura e organização da diversidade dos organismos vivos e extintos.

Não há como estabelecer com exatidão a cronologia da sistemática desde sua origem até os tempos atuais, posto que a atividade se confunde com o próprio desenvolvimento da linguagem, do conhecimento e do pensamento humano (cf. Nelson & Platnick, 1981; Mayr, 1982). Em linhas gerais, pode-se depreender que o início da sistemática deu-se com o desejo do homem de sumarizar a informação da diversidade biológica que ele podia observar, delimitando classes para este ou aquele grupo de organismos, e identificar entre esses grupos quais tinham existência real (e, portanto, poderiam ser considerados grupos naturais de fato) e quais não passavam de criação da sua própria mente (os grupos não-naturais ou artificiais). Parece claro que existem características em comum que permitem reunir sapos, peixes, gatos e corujas (afinal, todos têm vértebras), mas o que dizer de um grupo formado por baleias, tubarões, insetos aquáticos, vitórias-régias, águas-vivas e arqueobactérias extremófilas? Apesar de todos esses organismos apresentarem ao menos parte dos seus ciclos de vida na água, não há nenhum tipo de conexão ou relação natural entre todos os seus componentes que possibilite considerá-los um grupo real, além daquela óbvia que mostra que todos são seres vivos. É esse o maior problema e o objetivo central de qualquer estudo em sistemática biológica (cf. Nelson & Platnick, 1981; Mayr, 1982; Hull, 1988; Rieppel, 2005). De Aristóteles a Hennig, entremeados por Caesalpino, Buffon, Linnaeus, Lamarck, Darwin, Wallace, Mayr, Simpson e muitos outros, sempre se buscou

criar maneiras de organizar o conhecimento da diversidade biológica de forma a representar algum tipo de afinidade natural entre os componentes dos grupos criados.

Em sua obra clássica, Nelson & Platnick (1981) sintetizam a história da sistemática biológica e sua busca por critérios de delimitação de grupos naturais. Para os dois autores, as contribuições dos gregos para a sistemática remontam a Platão, para quem apenas os grupos que correspondessem ao conhecimento inato deveriam ser nomeados e reconhecidos. De fato, Platão não se referiu diretamente a organismos e classificações e sim considerou o problema dos “tipos naturais” que teriam existência real e qual o papel do conhecimento inato no seu reconhecimento. Esse conceito remete à idéia de que a realidade observada é um reflexo de essências (*eidos*) imutáveis, eternas e perfeitas, que nunca serão conhecidas pelo homem em sua totalidade. Grupos não-naturais, por exemplo, o dos animais que têm asas (unindo insetos, aves, pterossauros e mamíferos), não refletiriam tais essências. Para Nelson & Platnick (1981), a contribuição de Platão para a sistemática é filosófica, não metodológica.

Considerado o precursor da biologia comparada e da zoologia (cf. Papavero *et al.*, 2000), Aristóteles privilegiou o conhecimento proveniente da observação da natureza e da experiência (empirismo) na sua filosofia. A proposta aristotélica para a organização da biologia conhecida em sua época estava de acordo com sua teoria geral sobre a natureza do universo. As espécies eram eternas e imutáveis, e toda a diversidade podia ser subdividida em tipos naturais discretos e estáveis no tempo e no espaço. Como apontam Nelson & Platnick (1981), para Aristóteles, a explicação para a existência de grupos naturais não estava na noção platônica de forma ou idéia. Um grupo seria real (portanto, natural) se (e porque) ele teria essência e causa final única. Tal possibilidade seria avaliada através da investigação empírica dos organismos. No entanto, a prática aristotélica não se distanciava totalmente da necessidade do conhecimento inato, pois os instintos do homem guiariam o reconhecimento das entidades naturais. O método lógico aristotélico tinha como base a divisão de classes mais inclusivas em subclasses remanescentes (um exemplo é a classificação dicotômica, em que um determinado grupo de coisas é dividido em dois subgrupos). Esse tipo de classificação descendente se repetiria até que o mais baixo grupo de “espécies” (compreendidas como subclasses subordinadas à classe mais inclusiva) não pudesse mais ser dividido. No entanto, o próprio Aristóteles questionou a validade de sua divisão lógica, ao não utilizá-la na sua classificação dos animais, que acabou por não constituir uma hierarquia elaborada (cf. Mayr, 1982). A prática de estabelecer classificações dicotômicas (ainda hoje utilizada para a construção de chaves de identificação, ferramentas comuns na biologia) funcionou como o pilar sobre o qual se erigiu a sistemática por séculos. Durante a Idade Média, por exemplo, eram comuns sumários de diversidade animal e botânica sob a forma de tabelas de classificação dicotômicas (cf. Nelson & Platnick, 1981; Hull, 1988).

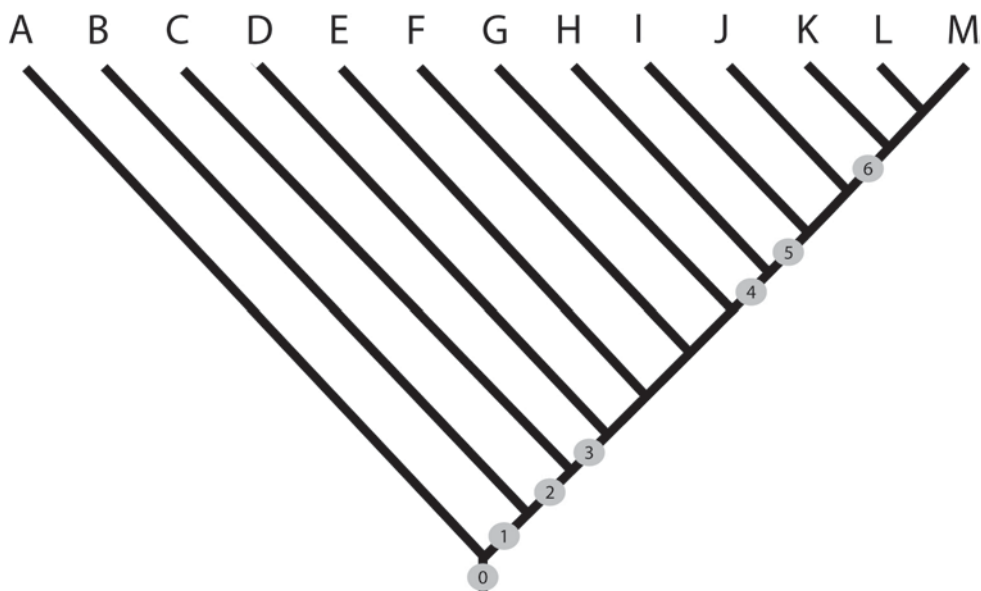
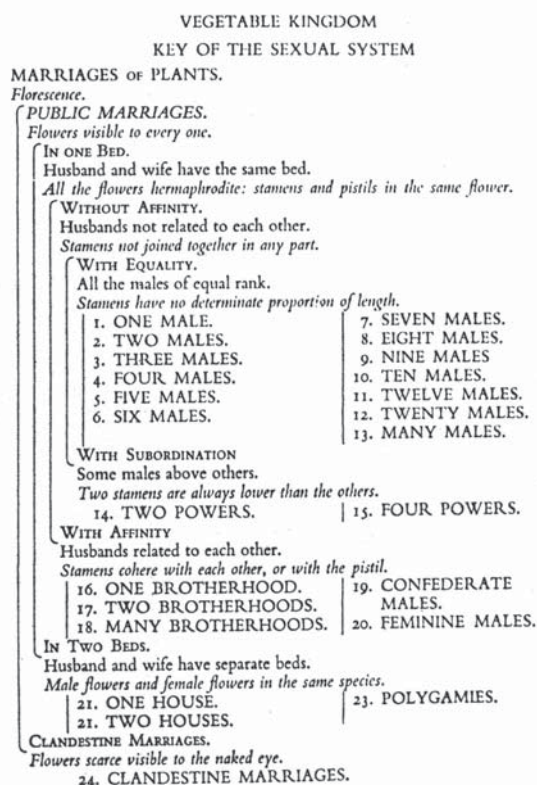


Figura 1. Os componentes estruturais que representam as séries de tipos naturais de Aristóteles. A. Natureza inanimada; B. Plantas; C. Zoófitos; D. Ostracoderma; E. Insetos; F. Malacostraca; G. Malácia; H. Peixes; I. Quadrúpedes ovíparos; J. Pássaros; K. Cetáceos; L. Quadrúpedes vivíparos; M. Homem. 0. tipos naturais; 1. organismos vivos; 2. animais; 3. animais superiores; 4. animais com sangue; 5. animais com pulmões; 6. animais vivíparos.

Com o crescente poder do cristianismo, também a sistemática foi influenciada (Hull, 1988). Tomando por base interpretações bastante particulares das propostas platônica e aristotélica, os teólogos cristãos chegaram à conclusão de que os grupos naturais, com existência real, seriam aqueles que refletissem a criação divina. A afinidade natural era resultado da obra de Deus, o que quer que isso significasse em termos práticos, e a busca na natureza pela impressão digital dele perdurou por mais de mil e quinhentos anos. Essa é a premissa fundamental da teologia natural (cf. Paley, 1802), para a qual os organismos parecem ser projetados porque eles realmente o foram, por algo que transcende os domínios da investigação científica – esse “argumento para o desígnio” ou “argumento teleológico” (cf. Bowler, 2003) tem ressurgido, pretensamente travestido de teoria científica, nas recentes discussões a respeito do desígnio inteligente. Para os teólogos naturais, a classificação demonstraria o plano de criação do arquiteto do mundo – o sistema natural seria a expressão desse plano. Mesmo dentro dessa perspectiva, a questão premente permaneceu incólume: como identificar os grupos que, de fato, foram produtos do criador? Existe alguma maneira de separá-los daqueles que não fariam parte da obra divina?

Um dos fundadores da taxonomia moderna, o sueco Carolus Linnaeus, foi dos que mais se empenhou na tentativa de responder a essa pergunta. Incorporando à prática taxonômica de fundo aristotélico o sistema binomial de nomenclatura (no qual cada espécie deveria ter necessariamente dois nomes latinizados, o nome do gênero e seu complemento), Linnaeus elaborou uma extraordinária compilação sobre a informação biológica conhecida até então, seu *Systema naturae*. A partir da décima edição (Linnaeus, 1758-1759), a obra transformou-se em um dos sistemas de referência mais influentes da história da biologia. Sobre a fundamentação aristotélica do sistema linneano, o filósofo da ciência David Hull escreveu:

Linnaeus conscientemente baseou seu sistema de classificação e nomenclatura na sua compreensão de Aristóteles. A maior diferença entre Linnaeus e Aristóteles é que Linnaeus era um cristão e Aristóteles não era [...] Como um bom cristão, Linnaeus reservou a existência eterna para Deus. Para Linnaeus, as espécies não eram em nenhum sentido eternas. Os progenitores originais de todas as espécies haviam sido criados por Deus no Jardim do Éden e, conseqüentemente, todas as espécies extinguir-se-iam na Segunda Vinda (Hull, 1988, p. 84).



Linnaeus também tinha por objetivo produzir classificações que fossem úteis para a identificação de espécies particulares. Sua importância para as ciências naturais foi tamanha que ele chegou a proferir a frase “*Deus creavit, Linnaeus disposuit*” (“Deus criou, Linnaeus dispôs”). Concordando com as escrituras bíblicas (mas desconsiderando relatos tidos como certos até então, como a existência da arca de Noé), Linnaeus ratificou a imutabilidade das espécies e, apesar de organizá-las segundo critérios de similaridade, nunca chegou a propor que as semelhanças observadas pudessem relacionar-se a qualquer tipo de afinida-

Figura 2. Chaves para os sistemas naturais de Linnaeus.

de que não aquela determinada por Deus no momento da criação (cf. Mayr, 1982; Hull, 1988; Bowler, 2003). No pensamento lineano, portanto, não se acomodava nenhuma teoria transformacionista das espécies.

Às obras de Linnaeus seguiram-se outros sistemas de classificação nos séculos XVIII e XIX, destacando-se especialmente o do naturalista francês Jean-Baptiste de Lamarck (cf. Nelson & Platnick, 1981; Bowler, 2003). Assim como fizera Georges Leclerc, Conde de Buffon, em parte de sua obra (cf. Lovejoy, 1959a), para quem as espécies sofriam alterações (em suas palavras, degenerações) conforme distanciavam-se do seu centro de origem no Velho Mundo, também o evolucionista francês Lamarck (1984 [1809]) levantou-se abertamente contra o paradigma fixista aristotélico – como já havia feito Erasmus Darwin (1794-1796) na sua teoria do desenvolvimento orgânico. Para Lamarck, a vida nascia simples, espontaneamente, a partir de matéria não orgânica, e tornava-se mais complexa a partir das alterações que aconteciam com o passar das gerações. Ele argumentava que os organismos modificavam-se seguindo suas “necessidades internas”, surgidas a partir das mudanças que o ambiente natural também sofria, o que garantiria a manutenção do equilíbrio e da harmonia leibniziana (cf. Lovejoy, 1959b). O acúmulo de variações levaria ao aparecimento de novas espécies. Apesar de utilizar as hipóteses errôneas do uso e desuso e da herança tênue (transferência dos caracteres adquiridos para a prole), Lamarck tornou-se o precursor direto do darwinismo ao tornar ainda mais visível o pensamento não-fixista ou evolucionista que contava com alguns defensores e inúmeros detratores no final do século XVIII e início do XIX (cf. Tort, 2004).

Após a efervescência em torno das primeiras teorias transformacionistas de Lamarck e de outros naturalistas como Geoffroy Saint-Hilaire (cf. Lovejoy, 1959b; Mayr, 1982; Bowler, 2003; Larson, 2006), e especialmente com o advento da teoria de evolução via seleção natural de Alfred Wallace (2003 [1858]) e Charles Darwin (1858, 1859), a diversidade biológica começou a ser compreendida dentro de uma perspectiva materialista que dava pouco espaço a explicações sobrenaturais. Ao menos na maioria dos círculos científicos, Deus, como causa próxima, foi sendo lentamente substituído pela evolução. Em termos sistemáticos, isso significaria que os grupos biológicos reconhecidos como naturais seriam aqueles resultantes do processo evolutivo e não mais os que de alguma forma traduzissem os desígnios divinos ou essências impossíveis de serem alcançadas. Assim, grupos naturais refletiriam o processo de descendência com modificação (que pode ser representado através do conceito da ancestralidade comum, uma vez que todos os organismos vivos do planeta têm alguma relação de parentesco entre si, em algum nível hierárquico). Dentro dessa perspectiva, o alemão Ernst Haeckel (1988 [1866]) foi um dos pioneiros na construção de árvores filogenéticas baseadas na comparação de similaridades compartilhadas pelos organismos. Criador do termo

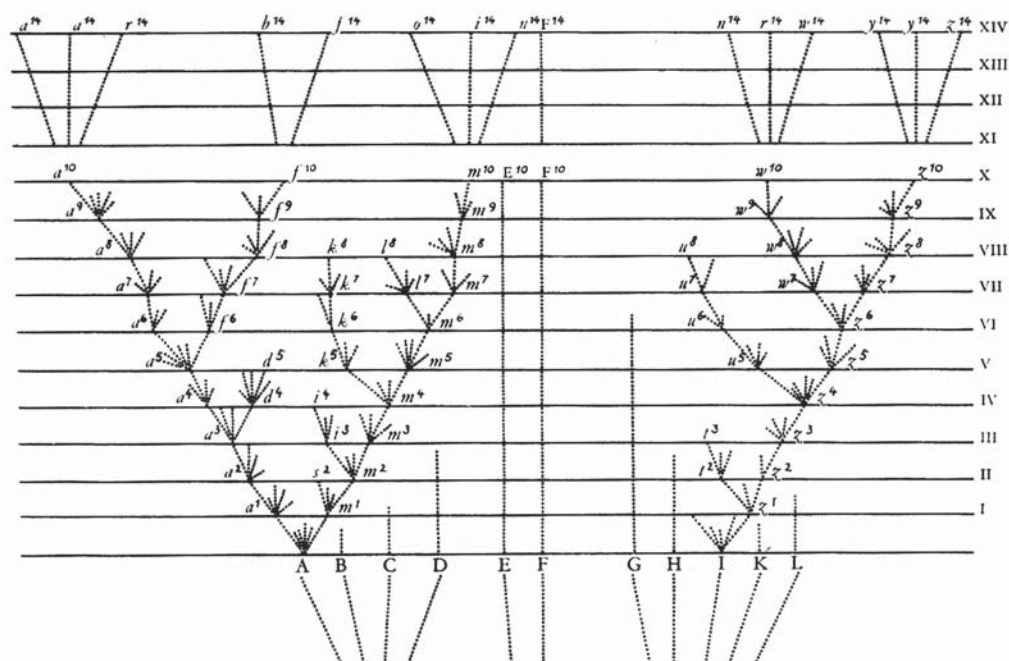


Figura 3. Diagrama ramificado de Darwin mostrando as inter-relações entre espécies atuais e espécies ancestrais.

“filogenia”, para identificar os diagramas que mostrassem as relações evolutivas, faltava, no entanto, às suas hipóteses um arcabouço metodológico que permitisse a reconstrução, de forma não ambígua, da história filogenética dos grupos.

Das essências imutáveis, passando pelo reconhecimento da obra divina e chegando à ancestralidade comum e ao processo evolutivo materialista; esse foi, em linhas gerais, o percurso do pensamento sistemático durante os mais de dois mil anos de considerações a respeito da organização da diversidade orgânica. Não obstante, apesar da revolução sem paralelos proporcionada pela teoria de Darwin-Wallace para a compreensão dos processos biológicos, ela pouco significou em termos práticos para a atividade sistemática – o evolucionismo demoliu o conceito de “arquétipos” na biologia, contudo não explicitou uma maneira de identificar, nos sistemas naturais, o seu arranjo genealógico. É certo que os grupos naturais devem refletir a ancestralidade comum (as classificações biológicas são necessariamente filogenéticas), mas como depreender tal fato da natureza? Como ordenar o conhecimento biológico de forma que ele inclua a perspectiva da evolução das espécies? O fato é que a teoria evolutiva de Darwin-Wallace, apesar de funcionar como o princípio norteador dos sistemas de classificação, não foi suficiente para solucionar a questão central da sistemática biológica.

Foi necessário ainda mais um século de perscrutação para que se criasse um método robusto que possibilitasse a reconstrução das relações de parentesco e a delimitação de grupos naturais realmente ancoradas no evolucionismo.

2 A SISTEMÁTICA MODERNA

A partir de 1936, geneticistas, paleontólogos e naturalistas uniram as idéias correntes do período em um amplo programa de pesquisa, que ficou conhecido como “síntese da teoria evolutiva” ou “teoria sintética da evolução” – erroneamente denominada por alguns de “teoria neodarwinista”, como lembra Mayr (1982). Os neodarwinistas são anteriores à síntese e remontam aos trabalhos do biólogo alemão August Weismann, fundamentados exclusivamente na seleção natural. A análise conjunta do amplo espectro de evidências e conceitos oriundos das diversas áreas das ciências naturais levou à delimitação de uma estrutura consensual para a teoria da evolução: o processo evolutivo é gradual, não afeito a saltos abruptos, baseado na seleção natural de variedades preexistentes, que resultam de alterações aleatórias tais como mutações genéticas e recombinações cromossômicas. A síntese evolutiva deu primazia ao pensamento populacional para a compreensão da origem da diversidade. Para entender a evolução, deve-se estudar como as características se alteram e como elas se propagam temporalmente nas populações. Quando se fala em evolução das espécies, pensa-se automaticamente em alteração das frequências gênicas no interior das populações naturais com o passar das gerações. Os principais arquitetos dessa síntese (mas que nunca se reuniram, de fato, em um grupo sob a mesma égide) foram Theodosius Dobzhansky, Julian Huxley, Ernst Mayr, George G. Simpson e George L. Stebbins, bem como S. Chetverikov, R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, C. D. Darlington e S. Wright (cf. Mayr, 1982; Hull, 1988; Larson, 2006).

A ramificação na sistemática da teoria sintética da evolução deu origem ao que hoje se chama taxonomia clássica ou evolutiva, cujos expoentes são os supracitados Mayr e Simpson. É de Mayr, em colaboração com E. Gordon Linsley e Robert L. Usinger, uma das obras seminais do período, *Methods and principles of systematic zoology* (*Métodos e princípios de zoologia sistemática*), de 1953. Para a taxonomia clássica, a teoria da evolução propunha uma hipótese explanatória para a hierarquia linneana. A representação gráfica dessas classificações é uma árvore evolutiva, na qual se pode incluir ancestrais diretos dos táxons terminais nos nós de cada ramo. As diferenças de comprimento dos ramos dessas árvores refletiriam a quantidade de variações acumuladas durante a evolução do táxon terminal. Dessa forma, a informação sobre as diferentes taxas evolutivas seria utilizada *a priori*, antes mesmo da construção do sistema

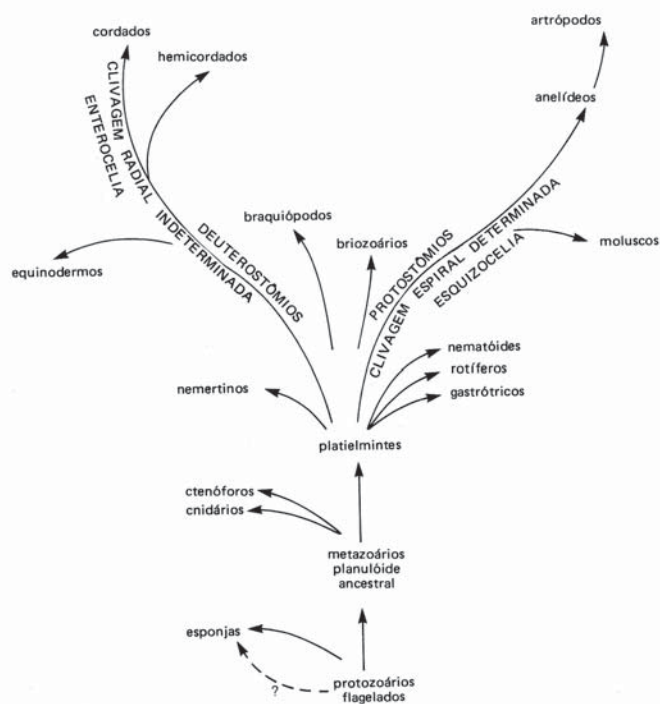


Figura 4. Árvore evolutiva mostrando as relações entre os grandes grupos de Metazoa.

classificatório. Enfatizava-se o papel da adaptação no processo evolutivo: as linhagens de tempos em tempos invadiriam “novas zonas adaptativas” e proliferariam. Para os autores (Mayr *et al.*, 1953), era imprescindível reconhecer esses “grados adaptativos” nas classificações. Ainda hoje, a insistência na acepção ortodoxa para alguns grupos de vertebrados, como os grupos compostos pelos “peixes” e “répteis”, é um exemplo da permanência dessa tradição, a despeito de estudos feitos nos últimos quarenta anos indicando que tais agrupamentos não refletem afinidades naturais entre seus componentes, mas apenas a “inércia histórica estabelecida pelo uso acumulado e acrítico” (Nelson, 1972) dos termos.

Como se pode depreender desse panorama geral, a taxonomia clássica seguiu à risca a tradição de Darwin, Wallace e Haeckel no que tange ao não desenvol-

vimento de um método objetivo para a obtenção das classificações biológicas. Sistematas como Simpson (1961) viam na prática classificatória uma mistura de ciência e arte, uma vez que se fazia necessário o balanceamento de um amplo espectro de considerações e o equilíbrio não partia de um método rotineiro. Assim, um taxonomista “evolutivo” ou “clássico” deveria construir cenários elaborados sobre a evolução de determinado grupo e esse cenário serviria para a construção de sistemas classificatórios. Dessa forma, essa “escola” de sistemática baseava-se muito mais na autoridade de um pesquisador sobre determinada área do que em um método passível de repetição. Como as classificações oriundas da taxonomia clássica estão profundamente arraigadas às concepções e ao conhecimento prévio dos seus autores, não há como esperar que duas delas, obtidas independentemente por pesquisadores trabalhando com o mesmo grupo de estudo, sejam congruentes ou ao menos semelhantes, do ponto de vista das relações de parentesco entre os organismos considerados. Em breves palavras, não há um método. Essas hipóteses não podem ser confrontadas à luz de novas evidências ou a partir da análise de sua coerência interna: classificações da taxonomia clássica não são científicas, visto que não configuram hipóteses testáveis ou falseáveis

(cf. Popper, 1959, 1962, 1972). As chamadas árvores evolutivas da taxonomia clássica são apenas asserções sem fundamentação metodológica adequada.

Poucos anos depois, no final da década de 1950, alguns auto-intitulados “empiristas extremos” propuseram um método baseado no conceito de “*overall similarity*” (“similaridade total”) chamado no início de taxonomia numérica e, mais adiante, apenas fenética (cf. Hull, 1988). Cientes das limitações da taxonomia clássica, A. J. Cain, R. R. Sokal, P. H. Sneath e colaboradores tinham como meta alcançar a máxima objetividade na atividade sistemática, tornando-a operacional por meio de um método bem delimitado que diminuísse subjetivismos e autoritarismos. Um dos cânones dessa nova “escola” é o de Sneath e Sokal (1973), no qual os sistematas são orientados a produzir classificações gerais nas quais as relações de parentesco entre os organismos derivariam da comparação entre quaisquer características que pudessem neles ser observadas. A fenética defendia a primazia da observação sobre a inferência. Diametralmente opostos à taxonomia clássica, os feneticistas não consideravam que o propósito central da classificação biológica era refletir a evolução dos seus componentes e sim criar um sistema de indexação a partir do qual fosse facilitada a manipulação da informação sobre a diversidade biológica. Partindo da idéia de que não havia métodos suficientemente explícitos na sistemática, a abordagem feneticista desejava excluir por completo as considerações evolutivas da taxonomia, que levavam com frequência a ambigüidades e incongruências difíceis de serem resolvidas. Para a obtenção de classificações mais objetivas, que visariam apenas ao acúmulo de conteúdo informacional, seria necessário um método estatístico absolutamente empírico, livre de teorias, quantitativo e passível de repetição. Contrariando Simpson (1961), os feneticistas procuravam apenas o aspecto científico da sistemática.

Em termos práticos, a primeira etapa de uma análise fenética seria o levantamento do maior número possível de características a partir da observação dos táxons considerados. Essas características seriam comparadas e a quantidade de diferenças entre os táxons constituiria uma matriz de dissimilaridades ou de “distâncias” relativas. No passo final, a matriz seria analisada segundo um determinado algoritmo computacional, resultando em uma hipótese de relações de parentesco sem o ruído oriundo da consideração *a priori* de modelos evolutivos. Os diagramas ramificados da fenética receberam o nome de “fenogramas” e, diferentemente das árvores evolutivas, não tinham variações de comprimento entre os ramos que significassem quantidades de mudanças ocorridas durante a evolução dos táxons terminais.

Nos últimos trinta anos, a utilização acrítica de qualquer tipo de atributo para a obtenção de relações de parentesco tem sido duramente questionada (embora tenha encontrado sobrevida em alguns métodos ditos neo-fenéticos, usuais na sistemática molecular). A obsessão dos feneticistas pela objetividade também não tem sustenta-

ção lógica: a própria escolha dos caracteres a serem comparados depende de quem observa, assim como a forma de tratá-los durante a análise. A noção de similaridade total é, dessa forma, um delírio metafísico (cf. Hull, 1988). Atualmente, considerada a ressalva feita acima, a pesquisa sistemática não se baseia mais nos preceitos da fenética, mas essa “escola” foi imensamente importante para o desenvolvimento da prática classificatória (cf. Vernon, 2001) – foi o primeiro conjunto de idéias organizado em torno de um método que valoriza a objetividade em detrimento da autoridade e do conhecimento prévio acerca da evolução (que, como foi dito, não pode ser conhecida *a priori*), além de ter introduzido na sistemática o que hoje é praticamente tão comum quanto o uso de lápis e papel: a utilização de computadores, matrizes de dados e algoritmos matemáticos. A controversa previsão sobre o futuro da sistemática feita por Paul Ehrlich (1961), um dos ardorosos defensores da fenética em seus áureos tempos, em muitos pontos mostrou-se verdadeira: a prática classificatória contemporânea aproxima-se mais da objetividade estatística da taxonomia numérica do que dos apriorismos da taxonomia evolutiva.

3 A SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Foi o entomólogo alemão Willi Hennig, em sua obra de 1950 e na posterior revisão e tradução para o inglês de 1966, reeditada em 1979, quem introduziu um método que uniu o melhor de dois mundos, aliando a objetividade da fenética com a perspectiva evolutiva da taxonomia clássica. Hennig considerava que o objetivo da sistemática era a criação de um sistema geral de referência que refletisse diretamente os resultados do processo evolutivo. Nesse ínterim, ele não via incongruências entre suas idéias e as da teoria sintética da evolução e acreditava estar seguindo a mesma linha teórica de Mayr, Huxley e Simpson.

Hennig reconhecia que, na biologia, as espécies podem ser agrupadas de muitas maneiras diferentes, mas que, dentre todos os possíveis agrupamentos, um tinha que ser privilegiado: a hierarquia genealógica, à qual todos os demais grupos estariam subordinados (Hennig, 1966; Rieppel, 2005). Privilegiar a genealogia sobre todas as outras hierarquias para o agrupamento de espécies significa que o “domínio de interesse da taxonomia científica é a filogenia” (Rieppel, 2005, p. 477).

Para a sistemática filogenética, posteriormente chamada de cladística, as relações genealógicas, isto é, de parentesco entre as espécies, só podem ser obtidas a partir da análise de similaridades especiais, os caracteres derivados. Esses atributos são, necessariamente, homólogos entre os grupos taxonômicos considerados, ou seja, representam características que podem (ou não) ser morfologicamente semelhantes e

que surgiram em um ancestral comum desses grupos, modificando-se com o passar das gerações — essa é a definição de homologia filogenética, modificada a partir dos conceitos clássicos de Richard Owen e Ray Lankester (cf. Papavero & Bousquets, 1996). São exemplos simples de estruturas homólogas: os membros anteriores de um eqüino, os braços de um *Homo sapiens* e as asas de qualquer ave. Assim, para chegar às hipóteses de parentesco, são feitas análises entre os organismos sob escrutínio a partir de características derivadas presentes nos dois grupos-irmãos mas ausentes em um terceiro. Hennig utilizou a relação de grupo-irmão (A mais próximo de B em relação a C) na reconstrução filogenética. A proximidade evolutiva somente pode ser descoberta quando se estabelece o relacionamento entre quaisquer dois táxons com um terceiro — essa é uma relação única e informativa, diferente daquela representada quando se comparam apenas dois táxons, que não carrega nenhum conteúdo informativo senão a idéia de que as características são feneticamente compartilhadas pelos dois grupos (cf. Ebach *et al.*, 2005). Relações fenéticas são não-informativas uma vez que se pode comparar praticamente quaisquer duas coisas (por exemplo, um cavalo de balanço e um cavalo vivo. Ambos têm a mesma “morfologia externa”), sem que a relação tenha algo de significativo. É a presença das sinapomorfias, os caracteres derivados compartilhados, e não de similaridades simples, que sustenta o grupo formado por A e B em relação a C.

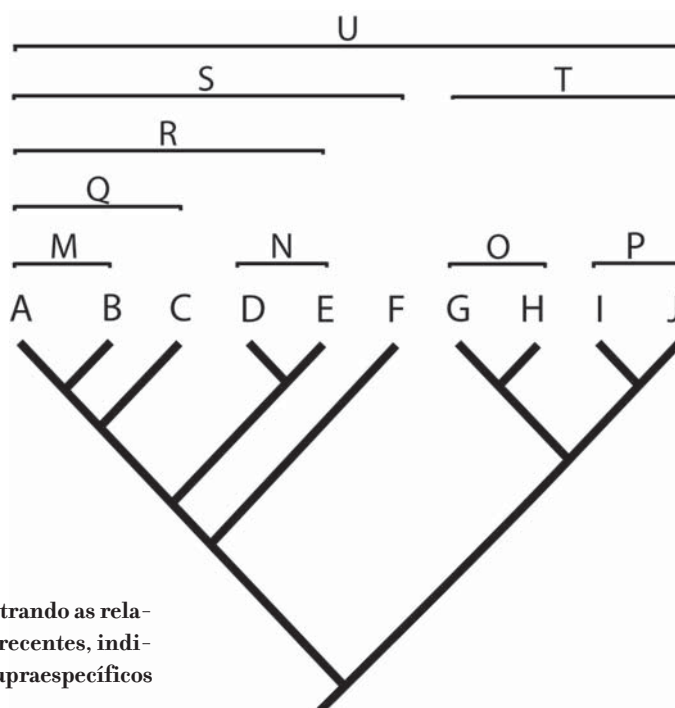


Figura 5. Cladograma hipotético mostrando as relações de parentesco entre 10 espécies recentes, indicando os nove grupos monofiléticos supraespecíficos existentes para esses táxons.

Qualquer análise filogenética inicia-se com a transformação da observação da diversidade em códigos que servem como base de dados sobre os quais será aplicado um algoritmo. Essa etapa envolve a subjetividade, pois não há observações livres de teorias. Nas palavras do laureado com o Nobel de medicina e fisiologia de 1960, *sir* Peter Medawar, “a observação é um processo crítico e proposital; há uma razão científica para fazer uma observação e não outra. O que o cientista observa é sempre uma diminuta parcela no vasto campo dos possíveis objetos de observação” (Medanar, 1979, p. 83). A observação é escolhida segundo critérios que nem sempre podem ser qualificados como objetivos.

Diferentemente do procedimento sistemático de praxe desde a teoria sintética da evolução, Hennig propôs que só podem ser conhecidas as relações colaterais, ou de grupos-irmãos, não de ancestrais–descendentes. Não há como estabelecer, mesmo que com um grau mínimo de certeza, quais são os verdadeiros ancestrais dos táxons escolhidos, o que faz com que também as espécies fósseis sejam tratadas como táxons terminais. Resultado da análise das similaridades especiais, o cladograma pode ser utilizado apenas para determinar se um grupo taxonômico está mais próximo de outro em relação a um terceiro, e nunca se um grupo é o ancestral direto de outro a ele adjacente. Os ancestrais não aparecem nos cladogramas — eles são sempre hipotéticos. Hipóteses sobre a evolução dos grupos vão derivar da análise do cladograma, mas não são estabelecidas *a priori*. Em suma, cladogramas são conjecturas sobre as relações filogenéticas entre as entidades biológicas consideradas e representam hipóteses transitórias sujeitas a testes e confrontos com evidências adicionais (cf. Wiley, 1975; Farris, 1983; Brower *et al.*, 1996; Hull, 1988; Kluge, 1997, 1998; Siddall & Kluge, 1997; Faith & Trueman, 2001; Faith, 2004).

Essencial para a sistemática hennigiana é o conceito de grupo monofilético. Tal como sintetizado anteriormente, desde os filósofos gregos procura-se uma maneira de identificar, na natureza, quais grupos poderiam ser considerados de fato naturais, com existência real, e não apenas construções humanas. Foi Hennig (1966) quem determinou os critérios pelos quais se podia reconhecer esse tipo de agrupamento (monofilético). Ele propôs que apenas grupos monofiléticos podem ser considerados naturais, pois eles são os únicos que carregam a informação completa da história evolutiva de uma dada linhagem. Ao definir a evolução como descendência com modificação no tempo, a partir de um ancestral comum, o grupo monofilético corresponde justamente ao conjunto total de descendentes de um ancestral comum, este incluso, que compartilha as características exclusivas resultantes do processo evolutivo. Pode-se reunir quaisquer espécies em um grupo, mas apenas aquele que se mostrar monofilético reflete a realidade da evolução e, portanto, deve ser o único considerado como válido para as ciências naturais. A aceitação de grupos parafiléticos, que são aqueles que con-

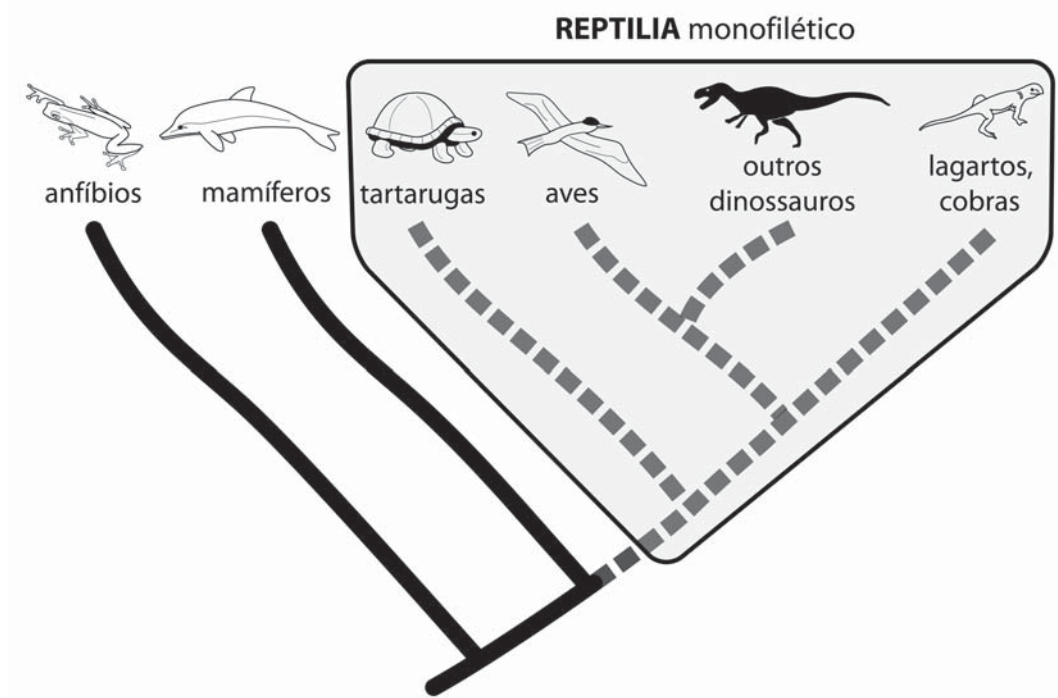


Figura 6. Cladograma mostrando as relações entre os grandes grupos de Tetrapoda (Chordata, Vertebrata), incluindo as aves em Reptilia, que passa assim a ser considerado um agrupamento monofilético.

têm o ancestral comum mais recente, mas nem todos os seus descendentes, torna-se uma questão de arbitrariedade, apego à tradição ou simplesmente inércia — como é o caso da manutenção do grau “Reptilia”, no qual não estão acomodadas as aves, apesar de elas constituírem o grupo-irmão de outros répteis terópodes. Para alguns, como Kevin de Queiroz (1988), o persistente reconhecimento de táxons parafiléticos, ou graus, evidencia as dificuldades da revolução darwiniana em penetrar na taxonomia biológica.¹ Segundo Queiroz “[...] graus são remanescentes de taxonomias pré-evoluti-

¹ Kevin de Queiroz é um dos principais advogados de um novo conjunto de práticas taxonômicas chamado de “taxonomia filogenética”, “nomenclatura filogenética” ou simplesmente “*PhyloCode*”. Nos últimos quinze anos, proponentes desse sistema têm defendido a necessidade da alteração das bases lineanas sob as quais a sistemática ainda se sustenta. Inicialmente, os taxonomistas filogenéticos baseavam-se em três princípios: (1) a taxonomia requer grupos monofiléticos, (2) não deve haver imputação de categorias (família, subgêneros etc.) aos grupos e (3) deve-se abandonar a prática de considerar alguns espécimes de uma espécie como tipos ou essências daquela espécie. Hoje, poucos se entusiasmam com a taxonomia filogenética, não pelas suas proposições gerais, absolutamente válidas, mas pelo seu conjunto estrito de regras e apriorismos, considerados filosoficamente frágeis e não operacionais. A pouca aceitação na comunidade acadêmica levou à reconsideração dos três pontos principais do *PhyloCode* no

vas baseadas na *scala naturae* ou na grande cadeia do ser” (Queiroz, 1988, p. 252) de Aristóteles. A revolução cladística dos anos 1970, quando o trabalho de Hennig passou a ser mundialmente conhecido e aceito, foi de encontro ao conservadorismo da sistemática da época, buscando alterar suas bases e aproximá-las das idéias evolutivas de Darwin e Wallace.

A análise filogenética fundamenta-se no teste de congruência entre os caracteres inicialmente considerados homólogos. O objetivo da congruência é descobrir as relações evolutivas entre os organismos. Dessa forma, os padrões que resultam em relações de parentesco na cladística são resultado da homologia — um cladograma de táxons representa uma hierarquia de homologias (cf. Ebach *et al.*, 2005). Para a sistemática filogenética, a não-congruência de padrões de distribuição de caracteres e seus estados de caráter em um cladograma leva à chamada homoplasia, que é a negação de uma hipótese primária de homologia filogenética em favor de uma hipótese de surgimento independente de uma característica em um dado cladograma.

Em cladogramas resolvidos, grupos taxonômicos que compartilham estados de caráter apomórficos congruentes entre si são monofiléticos. Em casos em que o não-monofiletismo ocorre, eles constituem os supracitados grupos parafiléticos ou polifiléticos. Assim, parafiletismo e polifiletismo são explicações para a não-congruência. Entretanto, procurar causas para a não-congruência é tentar explicar o vazio (cf. Ebach & Williams, 2004). Grupos não-monofiléticos refletem a não-congruência entre os caracteres e, portanto, não podem ser utilizados para fazer descobertas lógicas ou inferências causais. Como a cladística procura o reconhecimento de relações colaterais, as quais são baseadas em evidências observadas, que são as distribuições congruentes de estados apomórficos de caracteres homólogos, o uso contínuo e a aceitação de grupos parafiléticos e polifiléticos em classificações biológicas torna-se inútil e despropositado, pois ambos são apenas afirmações retóricas. Do termo parafilético pode-se depreender apenas que não há monofiletismo, o que, em si, não tem conteúdo informativo relevante — define-se um grupo baseando-se apenas na ausência de um atributo (no caso, o monofiletismo). Como o objetivo central da biologia evolutiva é descobrir e disseminar o conhecimento acerca do mundo natural e como tal conhecimento corresponde a um conjunto de interpretações — hipóteses, teorias —, levantadas para explicar os fatos observados na natureza, faz-se necessário agregar à linguagem utilizada o máximo de conteúdo informativo possível, descartando proposições que não se encaixem nesse perfil.

primeiro congresso internacional dedicado ao tema em 2004, inclusive com a aceitação de grupos não-monofiléticos nas classificações, o que pode ser considerado um retrocesso na busca por um código de nomenclatura que permita às classificações refletir a evolução. Para um resumo das idéias da taxonomia filogenética, cf. Pickett (2005).

O trabalho de Hennig (1966) foi revolucionário por permitir a construção de sistemas classificatórios com grande conteúdo informativo, sem apoiar-se em arbitrariedades e hipóteses não-testáveis. No prefácio da segunda edição do *Phylogenetic systematics* (*Sistemática filogenética*) de Hennig, lançada nos Estados Unidos em 1979, os sistematistas Don Rosen, Gareth Nelson e Colin Patterson expõem com grande clareza as mudanças proporcionadas pelo ponto de vista cladístico que já predominava na comunidade científica:

A idéia de evolução orgânica foi mudada [por meio da sistemática filogenética] de uma narrativa sobre a história da vida para uma teoria científica sobre como a natureza está ordenada em uma estrutura hierárquica particular. Também ficou claro que fósseis, por muito tempo considerados a prova de que a evolução havia ocorrido, eram meramente partes dessa hierarquia, sujeitos aos mesmos limites de interpretação que os organismos vivos. Essa realização marcou o início do fim da paleontologia tradicional e de sua busca por ancestrais. A paleontologia torna-se [...] não mais a guarda de profundas verdades evolutivas, mas sim a guarda de partes extintas da hierarquia da natureza (Rosen; Nelson & Patterson *apud* Hennig, 1979, ix).

O método hennigiano é explícito e diretamente conectado à idéia de que o mundo natural ordena-se sob uma estrutura hierárquica resultante do processo evolutivo. Não obstante, as classificações filogenéticas são sistemas que permitem não só o armazenamento da informação biológica, levantada para a sua construção, como também a recuperação dessa informação — os grupos monofiléticos representam padrões hierárquicos que carregam consigo a informação sobre a evolução das características das linhagens biológicas consideradas, o que não ocorre nos grupos parafiléticos e polifiléticos, dos quais pode ser apreendida apenas parte da informação usada na construção da classificação. O monofiletismo é fundamental para a sistemática filogenética e é ele que garante o sucesso do método no que tange à identificação da afinidade natural (evolutiva) entre grupos biológicos.

Nos últimos 40 anos, desde a publicação da edição revisada da obra de Hennig, muito tem sido feito e discutido a respeito da cladística e das maneiras de reconstruir as relações de parentesco das espécies. Ainda existe resistência à aplicação do método, principalmente nos quinhões da paleontologia ortodoxa ou das áreas das ciências naturais que não trabalham diretamente com a biologia comparada. No entanto, apesar das controvérsias na academia, pode-se dar o *status* de revolução científica ao surgimento da cladística, seguindo a terminologia de Kuhn (1962). O método hennigiano surgiu em um momento em que a prática da sistemática biológica encontrava-se em

um período crítico, no qual os cânones estavam sendo examinados à luz de novos conhecimentos. O questionamento do consenso paradigmático, que gravitava em torno da taxonomia evolutiva clássica e dos proponentes da teoria sintética da evolução, foi a chave para o surgimento de métodos alternativos para a sistemática – a fenética e a cladística. A única solução possível foi a rejeição do paradigma anterior e a adoção de um novo corpo de idéias, das quais se mostraram especialmente válidas aquelas derivadas diretamente dos trabalhos de Hennig (1950, 1965, 1966). A cladística foi uma revolução na sistemática biológica, possibilitando soluções mais claras e objetivas aos problemas classificatórios e reduzindo, portanto, a quantidade de hipóteses e articulações *ad hoc*. A transição da sistemática tradicional para a hennigiana reconstruiu as bases teóricas e práticas dessa área, introduzindo uma nova tradição de pesquisa, dirigida por regras e sistema de valores situados em um universo de discurso diferente do anterior que se encontrava em processo de deterioração.

Ainda que constantemente atacada, vilipendiada e distorcida, a teoria da evolução resiste e é amplamente aceita como o paradigma central das ciências biológicas. Alguns acreditam que o darwinismo é um conceito universal, independente do suporte material biológico (cf. Dawkins, 1998, 2005): idéias como a da seleção natural de variedades preexistentes e a estruturação hierárquica dos componentes do mundo natural valeriam para qualquer lugar onde possa existir vida. Apesar do exagero dessa asserção, que não se apóia em evidências exobiológicas, há um raciocínio subjacente absolutamente válido: qualquer sistema de organização da diversidade biológica deve ancorar-se na hipótese da ancestralidade comum e da existência factual de um processo materialista de descendência com modificação. Em suma, a evolução é o ponto de partida para a biologia. A teoria desafiou a idéia essencialista de que as espécies biológicas existem enquanto formas – se não há formas, então o objetivo da sistemática não pode ser o de discerni-las no mundo natural e sim o de encontrar uma maneira de refletir a filogenia na classificação natural. Assim, a sistemática *lato sensu* (cf. Schuh, 2000) pode ser definida como a área da biologia comparada responsável:

1) pelo reconhecimento das unidades básicas da natureza, as espécies. Ainda hoje, parte dessa atividade é realizada da mesma forma que Linnaeus fazia no século XVIII. Toda nova espécie descrita tem um espécime que representa a sua “essência”, o chamado holótipo;

2) pela organização das espécies em esquemas hierárquicos. Classificações formais dos seres vivos existem desde antes de Darwin-Wallace, mas só a partir do século XIX as relações entre os organismos passaram a ser consideradas como resultantes de um processo evolutivo material e não como inspiração ou criação

divina. Os sistemas classificatórios devem ser criados com base nas seguintes propriedades: estabilidade, repetibilidade, possibilidade de predição e máximo conteúdo informativo. Como corolário, os sistemas classificatórios hierárquicos devem refletir a natureza da evolução;

3) pela utilização das informações provenientes do reconhecimento das espécies e de suas relações históricas em um contexto mais amplo, tal como o de compreensão da biodiversidade e da história da distribuição dos organismos sobre a superfície do planeta.

Na sistemática, Willi Hennig foi quem melhor compreendeu a importância cabal da teoria da evolução, elegendo-a como estrutura conceitual de um método elegantemente direto que fugia do autoritarismo da taxonomia clássica ou do vale-tudo da fenética. Foi Hennig, mais do que qualquer outro, quem indicou os caminhos para a prática da reconstrução da história dos organismos, estabelecendo, de forma objetiva, critérios para a delimitação de grupos naturais, um problema que persegue o homem desde a aurora da filosofia na Grécia (ou mesmo antes disso). Segundo Quine (1994), um ramo de qualquer ciência está maduro se relações de similaridade, ditas “primitivas”, são substituídas por conceitos mais sofisticados e com maior estruturação filológica. Como lembra Rieppel (2005), o ramo das ciências biológicas chamado sistemática alcançou hoje maturidade justamente porque pretende substituir grupos não-monofiléticos por grupos monofiléticos, conforme preconizou Hennig (1966). A cladística permite que jantemos dinossauros tranquilamente, na segurança das nossas casas, sem que para isso tenhamos que entrar em uma máquina miraculosa e viajar para o passado.🌀

AGRADECIMENTOS. O autor gostaria sinceramente de agradecer ao Dr. Adolfo Calor, da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP-USP), pela leitura e sugestões, e ao prof. Dr. Nelson Papavero, do Museu de Zoologia (MZ-SP), pelos profundos questionamentos sobre vários dos pontos aqui discutidos, que foram substancialmente melhorados na versão final do manuscrito. Esse trabalho foi parcialmente financiado pela CAPES.

Charles MORPHY DIAS DOS SANTOS

Professor do Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução,
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

charlesmorph@gmail.com

ABSTRACT

Biological systematics is the branch of natural sciences that deals with nomenclature, description, and organization of biological diversity in hierarchical schemes. It has been developed since the human first efforts toward the summarization of biological information in order to group organisms in classes, and to identify, among them, which ones are natural entities. From Aristotle to Hennig, many forms of systematizing the biological knowledge have been proposed, with the intention of delimiting and representing the natural affinities among organisms. Even after Darwin-Wallace's theory, biological systematics presented few changes in its foundations until the works of the German entomologist Willi Hennig. He introduced a method that was as objective and explicit as phenetics, and deeply connected to the Darwinian evolutionary perspective. Hennigian phylogenetics aims to create a classificatory reference system which reflects evolution. In this sense, Hennig proposed that only monophyletic groups are natural ones, since they were the unique that really respects the evolutionary concept of common descent. A monophyletic group is defined as the reunion of all descendants of a common ancestor, including it. Based on the recognition of monophyletic (natural) groups, the phylogenetic systematics is a powerful tool to reconstruct the evolution of the organisms with objective and scientific criteria, helping to solve the problem of systematizing the biological information that has worried mankind since the dawn of language.

KEYWORDS • Cladistics. Cladogram. Darwin. Evolution. Hennig. Natural group. Phylogeny. Monophyly. Systematics.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENTON, M. J. Diversification and extinction in the history of life. *Science*, 268, p. 52-8, 1995.
- BOWLER, P. *Evolution: the history of an idea*. Los Angeles: University of California Press, 2003.
- BROCHU, C. A. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology*, 75, p. 1185-201, 2001.
- BROWER, A. V. Z. et al. Gene trees, species trees and systematics: a cladistic perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, p. 423-50, 1996.
- DARWIN, C. On the tendency of species to form varieties, and on the perpetuation of varieties and species by means of natural selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society (Zoology)*, 3, p. 45-62, 1858.
- _____. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favored races in the struggle for life*. London: Murray, 1859.
- DAWKINS, R. Universal darwinism. In: HULL, D. L. & RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. New York: Oxford University Press, 1998. p. 15-37.
- _____. *O capelão do diabo*. São Paulo: Companhia das Letras, 2005.
- DINGUS, L. & ROWE, T. *The mistaken extinction. Dinosaur evolution and the origin of birds*. New York: W. H. Freeman & Co., 1998.
- EBACH, M. C. & WILLIAMS, D. M. Congruence and language. *Taxon*, 53, p. 113-8, 2004.
- EBACH, M. C. et al. Assumption 2: opaque to intuition? *Journal of Biogeography*, 32, p. 781-7, 2005.
- EHRlich, P. R. Systematics in 1970: some unpopular predictions. *Systematic Zoology*, 10, p. 157-8, 1961.
- FAITH, D. P. From species to supertrees: popperian corroboration and some current controversies in systematics. *Australian Systematic Botany*, 17, p. 1-16, 2004.

- FAITH, D. P. & TRUEMAN, J. Towards an inclusive philosophy for phylogenetic inference. *Systematic Biology*, 50, p. 331-50, 2001.
- FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. In: PLATNICK, N. I. & FUNK, V. A. (Ed.). *Advances in cladistics*. New York: Columbia University Press, 1983. p. 1-36.
- GLASS, B.; TEMKIN, O. & STRAUSS JÚNIOR, W. (Ed.). *Forerunners of Darwin 1745-1859*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1959.
- HAECKEL, E. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Walter de Gruyter, 1988 [1866].
- HENNIG, W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950.
- _____. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, 10, p. 97-116, 1965.
- _____. *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press, 1966.
- _____. *Phylogenetic systematics*. 2. ed. Urbana: University of Illinois Press, 1979.
- HENRY, J. *The scientific revolution and the origins of modern science*. London: Macmillan Press, 1997.
- HULL, D. L. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. Chicago: University of Chicago Press, 1988.
- HULL, D. L. & RUSE, M. (Ed.). *The philosophy of biology*. New York: Oxford University Press, 1998.
- KLUGE, A. G. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics*, 13, p. 81-96, 1997.
- _____. Total evidence or taxonomic congruence: cladistics or consensus classification. *Cladistics*, 14, p. 151-8, 1998.
- KUHN, T. S. *The structure of scientific revolutions*. Chicago: University of Chicago Press, 1962.
- LAMARCK, J. B. *Zoological philosophy: an exposition with regard to the natural history of animals*. Chicago: University of Chicago Press, 1984 [1809].
- LARSON, E. J. *Evolution: the remarkable history of a scientific theory*. New York: The Modern Library, 2006.
- LINNAEUS, C. *Systema naturae*. 10. ed. London: Ray Society, 1758-1759.
- LOVEJOY, A. O. Buffon and the problem of species. In: GLASS, B.; TEMKIN, O. & STRAUSS JÚNIOR, W. (Ed.). *Forerunners of Darwin 1745-1859*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1959a. p. 84-113.
- _____. The argument for organic evolution before the *Origin of species* 1830-1858. In: GLASS, B.; TEMKIN, O. & STRAUSS JR., W. (Ed.). *Forerunners of Darwin 1745-1859*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1959b. p. 356-414.
- MAYR, E. *The growth of biological thought*. Cambridge: Harvard University Press, 1982.
- MAYR, E. et al. *Methods and principles of systematic zoology*. New York: McGraw-Hill Publications, 1953.
- MEDAWAR, P. B. *Advice to a young scientist*. New York: Harper & Row Publishers, 1979.
- NELSON, G. Comments on Hennig's "Phylogenetic systematics" and its influence on ichthyology. *Systematic Zoology*, 21, p. 364-74, 1972.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press, 1981.
- PALEY, W. *Natural theology: or evidences of the existence and attributes of the Deity collected from the appearances of nature*. London/Farnborough: Gregg International, 1802.
- PAPAVERO, N. & BOUSQUETS, J. L. *Principia taxonomica: una introducción a los fundamentos lógicos, filosóficos y metodológicos de las escuelas de taxonomía biológica*. México: UNAM, 1996. v. 7.
- PAPAVERO, N.; BOUSQUETS, J. L.; ORGANISTA, D. E. & MASCARENHAS, R. *História da biologia comparada: desde o gênese até o fim do Império Romano do Ocidente*. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2000.
- PICKETT, K. M. The new and improved PhyloCode, now with types, ranks, and even polyphyly: a conference report from the First International Phylogenetic Nomenclature Meeting. *Cladistics*, 21, p. 79-82, 2005.
- PLATNICK, N. I. & FUNK, V. A. (Ed.). *Advances in cladistics*. New York: Columbia University Press, 1983.
- POPPER, K. *The logic of the scientific discovery*. New York: Basic Books, 1959.
- _____. *Conjectures and refutations*. New York: Basic Books, 1962.

- POPPER, K. *Objective knowledge: an evolutionary approach*. Oxford: Clarendon Press, 1972.
- QUEIROZ, K. Systematics and the darwinian revolution. *Philosophy of Science*, 55, p. 238-59, 1988.
- QUINE, W. V. Natural kinds. In: STALKER, D. (Ed.). *The new riddle of induction*. Illinois: Open Court/La Salle, 1994. p. 42-56.
- RIEPEL, O. Monophyly, paraphyly, and natural kinds. *Biology and Philosophy*, 20, p. 465-87, 2005.
- SCHUH, R. T. *Biological systematics*. Ithaca: Cornell University Press, 2000.
- SIDDALL, M. E. & KLUGE, A. G. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics*, 13, p. 313-36, 1997.
- SIMPSON, G. G. *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia University Press, 1961.
- SNEATH, P. H. & SOKAL, R. R. *Principles of numerical taxonomy*. San Francisco: W. H. Freeman, 1973.
- STALKER, D. (Ed.). *The new riddle of induction*. Illinois: Open Court/La Salle, 1994.
- TORT, P. *Darwin e a ciência da evolução*. Rio de Janeiro: Objetiva, 2004.
- WALLACE, A. R. Sobre a tendência das variedades a afastarem-se indefinidamente do tipo original. Trad. de M. R. Horta. *Scientiae Studia*, 1, 2, p. 231-43, 2003 [1858].
- WILEY, E. O. Karl R. Popper, systematics and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Systematic Zoology*, 24, p. 233-43, 1975.
- VERNON, K. A truly taxonomic revolution? Numerical taxonomy 1957-1970. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Biological and Biomedical Sciences*, 32, 2, p. 315-41, 2001.

